DOI:10.11931/guihaia/gxzw202405053

桂西南喀斯特季节性雨林东京桐群落物种多样性的时序动态

杨旭霏[1,2,3]，王斌[2,3]，李冬兴[2,3]，陆芳[2,3]，李健星[2,3]，陶旺兰[2,3]，
唐年武[2,3]，郭屹立[2,3]，向悟生[2,3*]，李先琨[2,3]

（1. 桂林理工大学 旅游与风景园林学院，广西 桂林 541006；2. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室，广西 桂林 541006；3. 弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站，广西 崇左 532499）

摘 要：东京桐（*Deutzianthus tonkinensis*）是国家II级重点保护野生植物，以其为建群种的群落是北热带喀斯特季节性雨林主要珍稀植被类型之一，蕴含丰富的生物多样性和众多特有种类，具有重要的生态和经济价值。然而，其群落物种多样性的动态特征及驱动机制目前仍不清楚。为探明东京桐群落时序动态及其驱动因素，该文基于广西弄岗一个 1 hm^2 东京桐群落长期固定监测样地 3 次周期性的复查数据，分析其群落物种多样性在 2012—2022 年间的时序动态变化，探讨地形因子对群落物种多样性动态的影响。结果表明 10 年间：（1）优势种重要值保持稳定，胸高断面积增加，物种多度下降。（2）共有 18 个稀有种与偶见种退出群落；物种丰富度减少 14%，Shannon-Wiener 多样性指数显著下降($P<0.05$)。（3）对β多样性具有显著贡献的样方数减少了 2%，80%的样方时间β多样性指数下降，样地的物种减少明显超过了物种增加。（4）海拔对样地内物种减少具有显著影响($P<0.05$)。以上研究结果表明，虽然东京桐群落结构在十年间总体保持稳定，但α多样性与β多样性均变化明显，稀有种与偶见种丧失驱动了多样性变化，地形因子中的海拔对物种多样性的变化具有显著的影响。该研究结果对深入认识喀斯特季节性雨林生物多样性动态及其驱动机制具有重要意义。

关键词：东京桐，β多样性，时空动态，*B-C* 图，弄岗国家级自然保护区

中图分类号：Q948　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**

Temporal dynamics of species diversity of *Deutzianthus tonkinensis* community in the karst seasonal rainforest of Southwest Guangxi

YANG Xufei[1,2,3], WANG Bin[2,3], LI Dongxing[2,3], LU Fang[2,3], Li Jianxing[2,3], TAO Wanglan[2,3], TANG Nianwu[2,3], GUO Yili[2,3], XIANG Wusheng[2,3*], LI Xiankun[2,3]

（1. *College of Tourism and Landscape Architecture*, *Guilin University of Technology*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain*, *Guangxi Institute of Botany*, *Guangxi Zhuang Autonomous Region and*

基金项目： 国家自然科学基金(32360281, 32271599, 32260276)；弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站科研能力建设项目（任务书编号：桂科 23-026-273)；广西自然科学基金(2022GXNSFBA035552)。

第一作者：杨旭霏(1999—)，硕士研究生，主要从事风景园林、森林生态学研究，(E-mail)371743316@qq.com。

***通信作者：**向悟生，研究员，主要从事植物生态学研究，(E-mail) xwusheng@qq.com。

Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. *Nonggang Karst Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi*, Chongzuo 532499, Guangxi, China）

Abstract: *Deutzianthus tonkinensis*, classified as a national secondary key protected wild plant in China, serves as the foundational species in communities that constitute one of the primary rare vegetation types within the northern tropical karst seasonal rainforests. These communities harbor rich biodiversity and numerous endemic species, possessing significant ecological and economic values. However, the temporal dynamics of species diversity within these communities and their underlying driving factors remain poorly understood. To investigate the temporal dynamics and identify the driving factors of species diversity in *D. tonkinensis* communities, this study conducted three cycles of periodic re-surveys over a five-year period within a 1-hectare long-term monitoring plot in Nonggang, Guangxi Zhuang Autonomous Region. The objective was to analyze the changes in species diversity from 2012 to 2022 and to explore the impacts of topographic factors on these dynamics. The results were as follows: (1) The importance values of dominant species remained stable over the ten-year period. Concurrently, there was an increase in the basal area at breast height, indicating the growth of these species. However, species abundance declined, suggesting a shift in the population structure within the community. (2) A total of 18 rare and occasional species withdrew from the community, resulting in a 14% reduction in species richness. Additionally, the Shannon-Wiener diversity index, a measure of species diversity, declined significantly ($P < 0.05$), indicating a loss of biodiversity within the community. (3) The number of quadrats that significantly contributed to β-diversity, which reflects the variation in species composition among different locations within the community, decreased by 2%. Furthermore, the temporal β-diversity index declined in 80% of the quadrats, indicating that species loss significantly exceeded species gains within the plot. This suggests a trend of homogenization in species composition over time. (4) Generalized linear model results revealed that elevation had a significant impact on species loss within the plot ($P < 0.05$). This finding highlights the importance of topographic factors, particularly elevation, in shaping the species diversity dynamics within the community. In conclusion, while the overall community structure of *Deutzianthus tonkinensis* remained stable over the past ten years, significant changes were observed in both α-diversity and β-diversity. The loss of rare and occasional species drove these diversity changes, indicating a potential threat to the biodiversity of the community. Among the topographic factors, elevation emerged as a significant influence on species diversity changes. These research findings are crucial for enhancing our understanding of biodiversity dynamics and their driving mechanisms in karst seasonal rainforests, which are essential for conservation efforts and sustainable management strategies.

Key words: *Deutzianthus tonkinensis*, β-diversity, spatiotemporal analysis, *B-C* plot, Nonggang National Nature Reserve

生物多样性持续减少已成为全世界所面临的挑战(罗茂芳等，2023)。为实现《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》提出的遏制并扭转生物多样性减少趋势的目标，监测并识别不同生态系统生物多样性变化的主要驱动因素是关键(马克平，2023；张丽荣等，2023)。森林作为陆地最重要的物种基因库，热带森林保存了陆地超过 50%的已发现物种(Wright et al., 2021)，理解其生物多样性的动态变化及其驱动因素至关重要。然而，不同森林生物多样性的动态特征及其驱动因素目前没有一致的研究结论。

群落α多样性的时序动态一直是生物多样性的研究重点(陈瑶琪等，2024)。以往研究认为群落的α多样性一般随着演替的过程（即时间变化）而增加(Li et al., 2021)。但最近的研究认为，森林α多样性的时序动态存在阶段性，演替早期α多样性由于种群扩散与定居通常会逐渐增加(李其斌等，2022)；演替后期阶段，因种间竞争逐渐加剧，竞争力较弱的物种可能会被淘汰(Shen et al., 2013)，导致α多样性的下降。因此，森林α多样性的时序动态可能会随着森林类型的差异以及环境因素的不同而呈现出各异的变化趋势，但目前仍未得到充分探索，尤其在异质性且生物多样性极高的喀斯特森林。此外，以往研究大都采用空间代替时间的方法，基于固定样地长期监测的研究结果相对较少(Zhou et al., 2021；Wei et al., 2024)，无法真实反映森林α多样性的时序动态过程。

β 多样性被认为是一定区域内群落组成在空间上的差异(Legendre et al., 2005)，反应了群落变化的产生机制和维持过程(Whittaker, 1972)。森林β多样性研究广泛，研究对象包括了森林中的动、植物与微生物(Pavel et al., 2022)。虽然以往基于空间差异的β 多样性研究取得了大量成果，但群落组成在时间上差异的重要性日益凸显(Gadelha et al., 2023)。Legendre 等人提出时间β多样性（Temporal β diversity, *TBI*）的概念和度量方法，并将 *TBI* 分解为某时间段内群落组成的减少量与增加量(Legendre, 2019; Nakadai, 2020)。目前，已有研究应用 *TBI* 框架分析热带和亚热带部分森林群落组成的时空动态，并检验环境与气候因素对群落 *TBI* 的影响(Nakadai, 2020)。但从时空交互作用方面探讨群落 *TBI* 变化的研究仍极少，不同气候带及环境背景下森林的 *TBI* 变化及驱动因素仍需开展更多研究。

我国西南地区分布大面积的喀斯特森林，北热带喀斯特季节性雨林是其中的典型代表(王斌等，2014)，为我国西南喀斯特石漠化区域的生态恢复提供了大量珍贵的种源材料和不可或缺的参考系(李先琨等，2003)，发挥着防止石漠化和碳库等一系列重要生态功能，构成了我国西南地区重要的生态安全屏障(黄甫昭等，2016)。在广西弄岗保存着我国乃至世界少有的分布在北回归线以南、保存面积较大、植物生态系统较完整的独特石灰岩山地季节雨林(李先琨等，2003)，蕴藏着极其丰富的珍稀濒危和喀斯特特有植物。关于喀斯特季节性雨林多样性的研究主要以动植物多样性分布及其与生境的关系等方面(邓承佳等，2022；马瑞霞等，2023)，有关物种多样性时序动态的研究极少。本研究以喀斯特季节性雨林的典型珍稀植被类型——东京桐群落为研究对象，依托一个 1 hm^2 样地的十年连续监测数据，采用多元统计分析及线性模型等研究方法，通过对比不同时间节点下的物种组成和多样性指标，分析了东京桐群落物种组成及多样性的时序动态，拟探讨以下科学问题：（1）十年间，东京桐群落的物种组成是否发生了明显的变化。（2）α多样性的时间变化特征如何。（3）β多样性的时空变化特征及其主要地形驱动因子是什么。通过这些科学问题的研究，有助于理解喀斯特季节性雨林生物多样性的动态特征及其地形驱动机制，从而为众多珍稀濒危和特有种类的保护和利用提供科学依据。

1 研究区概况

弄岗国家级自然保护区位于我国热带边缘广西龙州和宁明两县交界处（106°42′28″—107°04′54″ E，22°13′56″—22°39′09″ N），是我国热带北缘喀斯特森林生态系统的典型代表(黄甫昭等，2016)。其年均降雨量 1 150~1 550 mm，年均气温 22 ℃，最冷月平均温在13 ℃以上，最热月平均气温 28 ℃以上，极端最高气温 40.5 ℃，热量丰富，雨量充沛，具

有明显的热带雨林特点。保护区内地形复杂，属于典型的喀斯特峰丛地貌，主要的土壤类型有原始石灰土、黑色石灰土、棕色石灰土、水化棕色石灰土及淋溶红色石灰土；该区为喀斯特“峰丛—洼地”地貌，从洼地到山顶的绝对高度只有 200~300 m，但水热条件差异巨大，植被垂直变化较为明显(黄甫昭等，2016)。

东京桐属国家二级保护植物，是典型的喜钙树种，以其为优势种的东京桐群落是北热带喀斯特山地典型的季节性雨林(李先琨等，2003)。在弄岗自然保护区内，东京桐群落主要分布在陇呼片和弄岗片，是保护区内目前较稳定的喀斯特森林类型之一。之前的调查结果显示，东京桐群落结构较为复杂，以喜阴树种为主，乔木上层为东京桐，郁闭度极高，林下层种类繁多，灌木层物种丰富，藤本植物和附生植物发达，具有典型的热带雨林特征(何兰军，2012)。东京桐林常见的伴生树种有肥牛树（*Cephalomappa sinensis*）、苹婆（*Sterculia monosperma*）、人面子（*Dracontomelon duperreanum*）、米扬噎（*Streblus tonkinensis*）等。

2 研究方法

2.1 样地设置和群落调查

在弄岗保护区东京桐集中分布地段，参照美国史密森热带森林研究中心（Center for Tropical Forest Science，CTFS）的规范(Condit, 1998)，建立投影面积为 1 hm^2 的长期监测样地（图 1），样地的长宽均为 100m，利用全站仪将样地划分为 100 个 10 m × 10 m 的样方。2012 年对每个样方中胸径（DBH）≥1 cm 的所有树木个体进行挂牌，记录其种类、坐标、胸径、高度及存活信息。在 2017 和 2022 年对样地进行复查，调查内容与 2012 年一致，并详细记录新增 DBH≥1 cm 的个体及死亡个体。

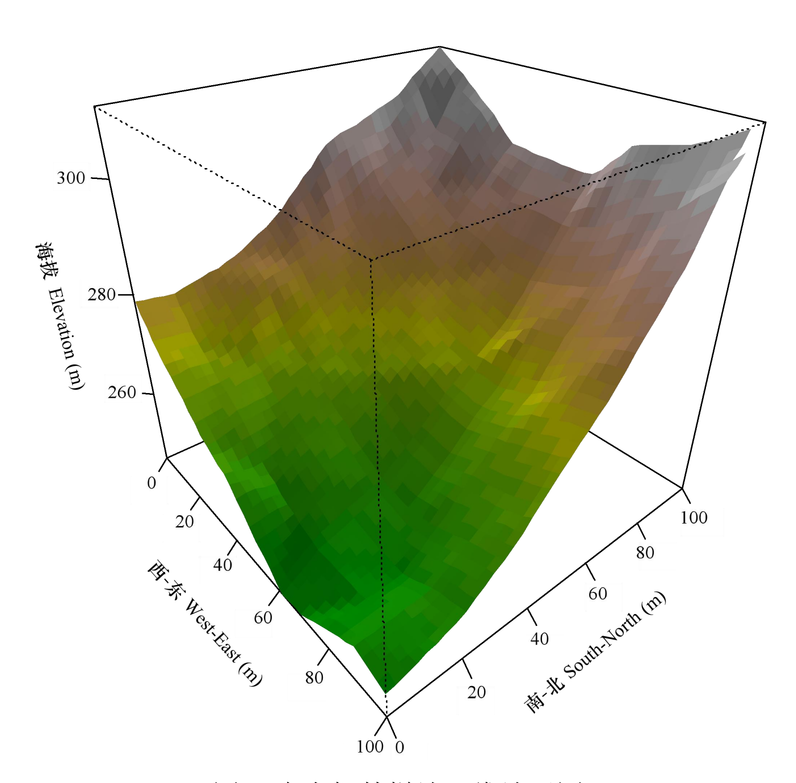


图 1 东京桐林样地三维地形图

Fig. 1 3D dem map of the *Deutzianthus tonkinensis* forest plot

2.2 数据处理

采用 R 软件进行统计分析，采用 Microsoft Excel 2010 软件对数据进行前期处理。所有数据都在 R 软件（4.0.0 版）中进行处理与计算，制图通过 R 语言软件程序包 ggplot2 完成。

2.2.1 物种组成特征的时间变化

物种重要值（importance value, *IV*）参考 Curtis 等(1951)的公式计算。以重要值和胸高断面积的变化衡量物种组成的基本变化，并采用 Wilcoxon 符号秩检验分析变化趋势，计算各物种在 2012—2022 年间的重要值和胸高断面积的变化率，变化率公式如下(李建等，2020)：

$$R = \frac{(X_{2022} - X_{2012})}{X_{2012} \times T} \times 100\%$$

式中，R 表示变化率，X_{2022}和X_{2012}分别表示物种在两次调查中的重要值或胸高断面积，T 表示两次调查的时间间隔。

物种多度是物种组成的重要方面。本文以 2012—2022 年物种多度的差值反映物种多度的变化，同时以 999 次置换的成对 t 检验来计算物种多度变化的显著性(Legendre et al., 2019)。此外，采用种群死亡率和补员率进一步分析物种多度的细节变化。死亡率(*M*)和补员率(*R*)的计算公式如下(张芳等，2019)：

$$M = \frac{(\ln N_0 - \ln N_t)}{T} \times 100\%$$

$$R = \frac{(\ln N_t - \ln S_t)}{T} \times 100\%$$

式中， N_0代表东京桐样地在第一次调查时某物种个体数，N_t代表在经过T时间后某物种的个体数， S_t是该种群在T 时间后的存活个体数， T 为 2012—2022 年两次调查时间间隔。

同时使用线性模型分析物种多度、平均胸径与死亡率之间的关系，采用散点图作为可视化工具。为了更清晰地揭示物种多度与死亡率之间的潜在关系，我们对物种多度数据进行了对数变换。

采用非度量多维尺度分析（non-metric multi-dimensional scaling, NMDS）分析物种组成的整体变化。本文采取基于多度的 Bray-Curtis 法进行分析(Anderson et al., 2011)，运用 R 语言 vegan 包的 metaMDS 函数对 2012 年、2017 年与 2022 年中不同样方内的物种个体数进行排序，使用前两轴生成排序图。

2.2.2 物种α多样性的时间变化

本研究选取 4 个常见物种多样性指标：丰富度指数(*S*)、Shannon-Wiener 指数(*H*)、Simpson 多样性指数(*D*)和 Pielou 均匀度(*E*)指数来测定群落α多样性。丰富度指数(*S*)反映群落中物种的丰富程度，该指数强调稀有种的作用；Simpson 多样性指数(*D*)反映群落中物种的优势度，强调优势种的作用；Shannon-Wiener 指数(*H*) 考虑了物种数量和相对丰度的变化，综合反应了物种的丰富度和均匀度；Pielou 均匀度(*E*)反映群落中物种分布的均匀程度，*E* 值越高，表示群落中物种分布越均匀，没有或少有物种占据绝对优势，群落抗干扰能力越强（马克平等，1994）。4 个多样性指标的计算方式见参考文献（马克平等，1994）。

参照 Hubbell 和 Foster 的定义(Hubbell et al., 1986)，划分稀有种为每公顷个体数≤1 株的物种，偶见种为每公顷个体数 2~10 株的物种。

2.2.3 空间β多样性组分的变化

采用 Legendre 等 2013 年提出的方法，将总β多样性分解为单个样方的贡献度（local contributions to beta diversity, *LCBD*）和不同物种的贡献度（species contribution to beta diversity, *SCBD*），采用 *LCBD* 反映空间β多样性组分的变化。*LCBD* 反映了区域内样方相比于其它样方的独特程度，*LCBD* 值越大表明样方具有区别与区域内其他样方的显著独特性；*LCBD* 的计算方式如下(Legendre et al., 2013)：

$$总β多样性：BD_{Total}=\frac{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}(y_{ij}-\bar{y})^2}{n-1}$$

$$地点贡献度：LCBD=\frac{SS_i}{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{p}(y_{ij}-\bar{y})^2}$$

式中：群落组成矩阵 Y 由 *n* 个样方（行）和 *p* 个物种（列）构成，每个值用y_{ij}表示。y_j表示第 *j* 个物种的平均值；SS_i分别为第 *i* 个样方的方差。采用 999 次置换检验测试 $LCBD$ 的显著性(Legendre et al., 2013)。

2.2.4 时间β多样性的空间变化及影响因素分析

对区域内样方不同时间的数据统计所产生的结果被称为时间β多样性指数（temporal beta diversity indices, *TBI*）。*TBI* 是将区域总β多样性扩展到时间的尺度上，通过来自时间 1（T1）和时间 2（T2）处的样方数据，将总β多样性投射到时间上的动态分析(Legendre, 2019)。*TBI* 由两部分组成：*B*=物种（或丰度）减少和 *C*=物种（或丰度）增加，以两者为基础生成的 *B-C* 图直观展示了群落随时间的变化(Legendre et al., 2019)。对研究样地中所有地点的 *C* 和 *B* 统计数据可以通过配对 *t* 检验来测试其显著性。采用 R 语言 adespatial 包中提供的 *TBI* 函数进行分析。

地形对 *TBI* 变化的影响采用 GLM（广义线性模型）进行分析。使用 R 软件中的 glm()函数来构建 GLM 模型，使用二项分布（binomial）进行逻辑回归分析。在模型构建过程中，以 10 m × 10 m 样方在 2012—2022 年内的物种增加或减少为因变量，以每个 10 m × 10 m 样方的平均海拔、凹凸度、坡度和坡向等 4 个地形因子作为自变量。地形因子参照 CTFS 样地常用方法进行计算，其中坡向采用公式进行转换，将 0°~360°的罗盘测量值转换成 0~1 之间的值(Roberts et al., 1989)，使东北方向为–1，西南方向为 1，公式如下：

$$TRASP=\{1-cos[(\pi/180)(aspect-30)]\}/2$$

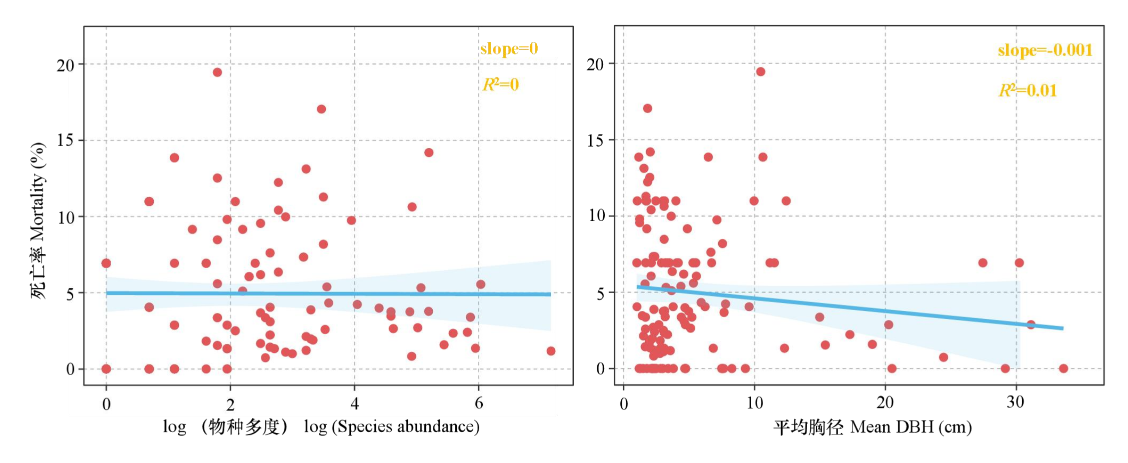
式中：$TRASP$表示坡向指数；$aspect$表示坡向方向角度；转换后$TRASP$值变化范围在 0 到 1 之间；0 代表东北方；1 代表西南方。

3 结果与分析

3.1 物种组成等基本特征的时间变化

2012—2022 年东京桐林样地重要值前 20 的树种排序总体变化不大，Wilcoxon 符号秩和检验的结果表明两者的差异不显著（*P*=0.698）。东京桐、南方紫金牛 (*Ardisia thyrsiflora*)重要值在所有年份均较大。广西澄广花(*Orophea polycarpa*)、细子龙(*Amesiodendron chinense*)、米扬噎、藤春(*Alphonsea monogyna*)与弯管花(*Chassalia curviflora*)重要值排序上升，日本五月茶(*Antidesma japonicum*)、假玉桂(*Celtis timorensis*)、棋子豆(*Archidendron robinsonii*)、山石榴(*Catunaregam spinosa*)与秋枫(*Bischofia javanica*)排名下降。群落胸高断面积总体增加，但 Wilcoxon 符号秩和检验的结果表明总体排序的变化不显著（*P*=0.639）。胸高断面积绝对量增加较大的有东京桐、细子龙和人面子等；相对变化较大的有细子龙、假玉桂、广西澄广花、米扬噎和枝花李榄，其中枝花李榄降幅最大（附表 1）。

在 2012—2022 年的 10 年间，1 hm^2 东京桐群落样地内总体物种多度由 5 808 株变为 4 961 株，呈降低趋势，总个体数共减少 847 株，占 2012 年总个体约 15%，其中共死亡了 1 647 株，新增了 800 株。999 次置换的成对 t 检验结果显示，物种多度显著减少的有 29 种，显著增加的仅 1 种，没有显著变化的 100 种。在重要值排名前 20 的树种中物种多度显著变化的有 13 种，且皆为显著减少，无显著变化的有 7 种；多数物种的死亡率均大于补员率，其中枝花李榄死亡率较大，10 年间共减少了 125 株（附表 2）。根据图 2 可知，物种多度与死亡率之间无显著关系；平均胸径与死亡率回归系数为负，即胸径越大，死亡率相对较低，但回归系数极小且决定系数（R^2）值较低，回归系数在统计学上也不显著。



注：slope 和 R^2 分别为线性模型拟合的斜率和决定系数。

Note: slope and R^2 refer to the slope and coefficient of determination of the linear model, respectively.

图 2 2012—2022 年 1 hm² 东京桐群落样地内物种多度、平均胸径与死亡率的关系

Fig. 2 Relationship between species abundance, average diameter at breast height (DBH), and mortality rate within the 1 hm² *Deutzianthus tonkinensis* community from 2012 to 2022

从 NMDS 分析排序图可见，2017 年和 2022 年的样本点几乎重合，表明这两个年份的群落物种组成具有高度的相似性。2012 年与其他两个年份轻微分离，显示其与后续年份在物种组成上的差异。总体来看，在 2012—2022 年间，东京桐林植物群落的物种个体数量发生了一定的变化，但自 2017 年起，这种变化趋于稳定（图 3）。

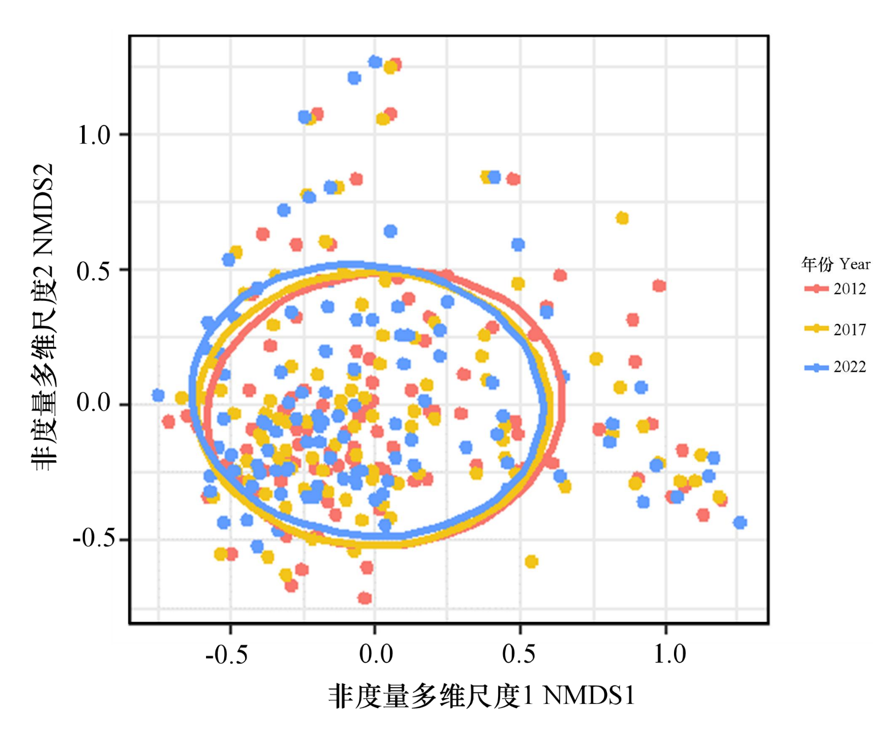


图 3 1 hm² 东京桐群落样地内物种组成变化的 NMDS 分析

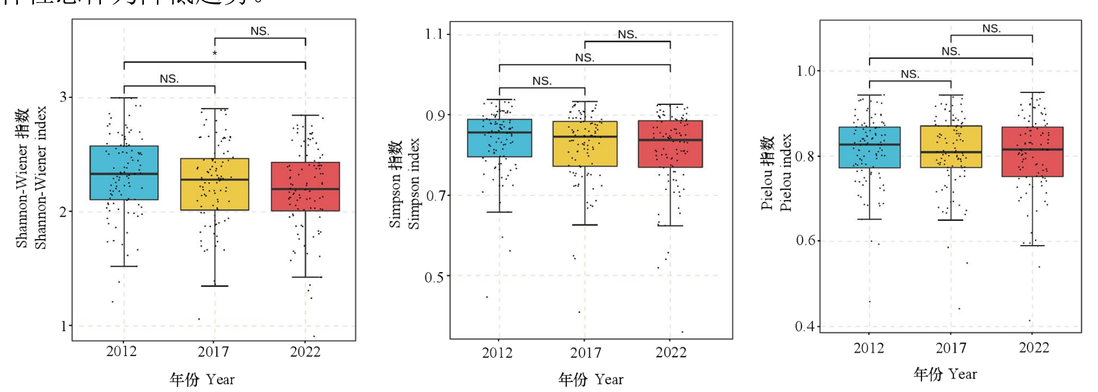
Fig. 3 NMDS analysis of species composition within the 1 hm² *Deutzianthus tonkinensis* community

3.2 α 多样性动态

从物种丰富度看，2012 年和 2022 年分别记录到树种 45 科 106 属 130 种和 41 科 94 属

112 种。相较于 2012 年，2022 年群落整体减少了 4 科 12 属 18 种，退出群落的 18 种中有 12 种为稀有种，其中大多为小径级的灌木或乔木个体，相比之下胸径较大的物种只有龙州柿(*Diospyros* sp.) (DBH>10 cm)与桄榔(*Saguerus westerhoutii*) (DBH>30 cm)，剩下的 6 种为偶见种，其中只有红紫麻 (*Oreocnide rubescens*)的胸径较大(DBH>10 cm)。2012—2017 年物种丰富度下降幅度较大，2017—2022 年间的下降趋势则较为平缓。

2012—2022 年间，在 10 m ×10 m 尺度上 Shannon-Wiener、Simpson 和 Pielou 多样性指数均呈降低趋势，其中，Shannon-Wiener 多样性显著减少($P<0.05$)，Simpson 指数与 Pielou 均匀度变化不显著（图 4），3 个多样性指数与物种丰富度的变化趋势一致，说明样地内α多样性总体为降低趋势。



图中 NS 代表 $P>0.05$，*代表 $P<0.05$。

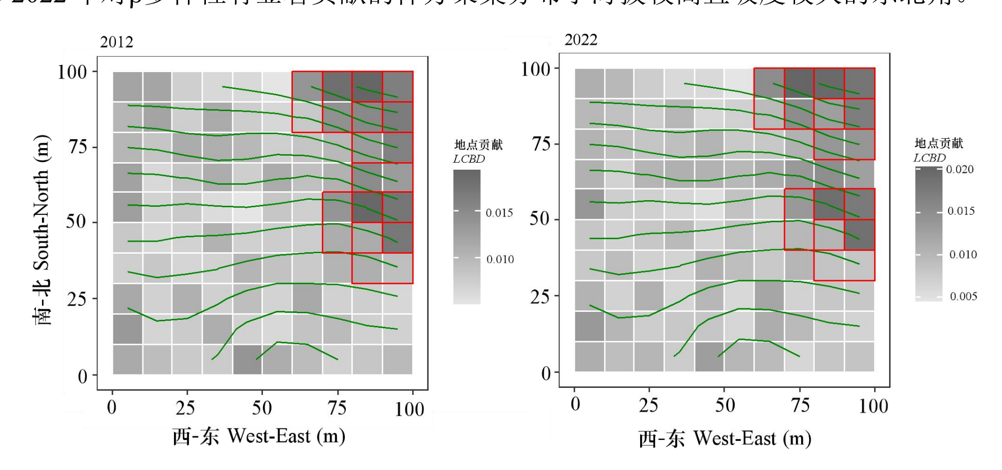
NS represents $P>0.05$, and * represents $P<0.05$.

图 4 1 hm² 东京桐群落样地内 2012—2022 年间α多样性指数变化

Fig. 4 Changes in α-diversity index within the 1 hm² plot of *Deutzianthus tonkinensis* community from 2012 to 2022

3.3 β多样性及其分解组分时间变化分析

对比 2012 年和 2022 年的 *LCBD* 分布可以看出，2012 年对β多样性有显著贡献的样方数量为 20 个，2022 年为 18 个，期间对β多样性有显著贡献的样方减少了 2 个（图 5）。2012 年和 2022 年对β多样性有显著贡献的样方聚集分布于海拔较高且坡度较大的东北角。



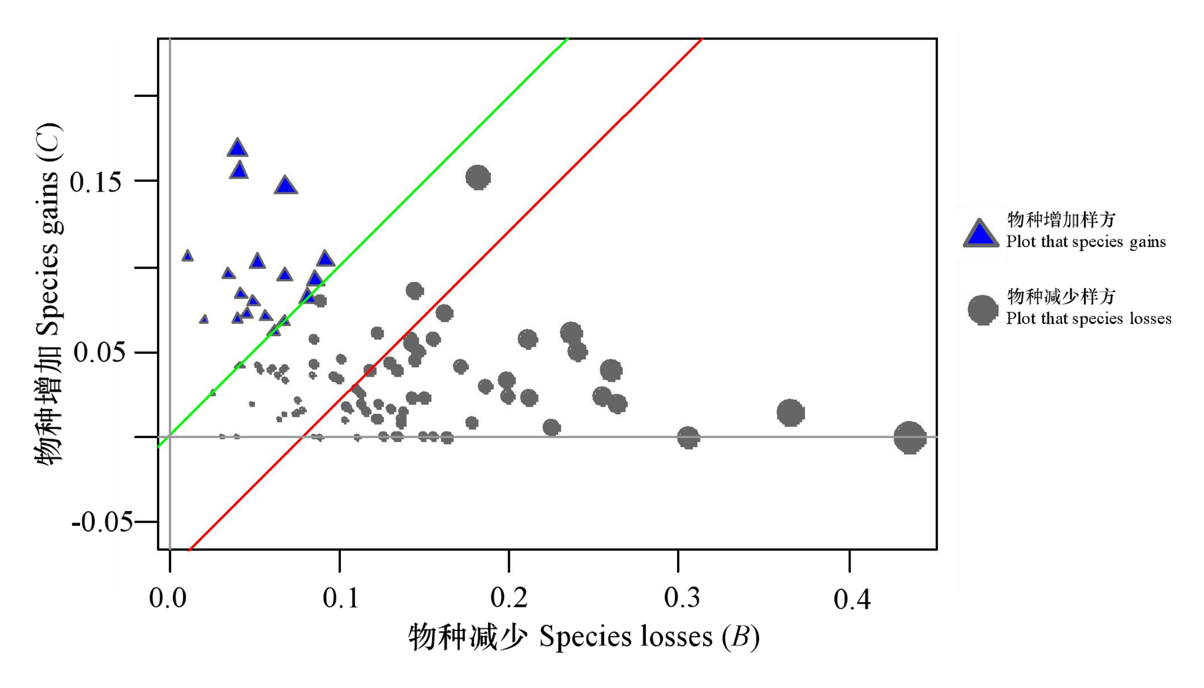
图中红色边缘方块为样地内对β多样性有显著贡献的样方，绿色密度线为样地等高线。

Red-edged squares represent the plots that significantly contribute to beta diversity within the plot, while green density lines represent the contour lines of the plot.

图 5 1 hm² 东京桐群落样地内 2012—2022 年地点贡献（*LCBD*）分布图

Fig. 5 The distribution of *LCBD* within the 1 hm² *Deutzianthus tonkinensis* community from 2012 to 2022

在 10 m × 10 m 样方的尺度上，物种增加的样方数量为 15 个，物种减少的样方数量为 80 个，物种减少与增加相抵消的样方数量为 5 个；此外图中红线在绿线的下方，表明在这十年间，样地的物种减少明显超过了物种增加，东京桐群落的β多样性呈降低趋势（图 6）。



注：图中绿线表示 2012—2022 年间物种的减少与增加相抵消，当红线在绿线下方代表 10 年间物种减少占据主导地位，反之则代表物种增加占主导地位。

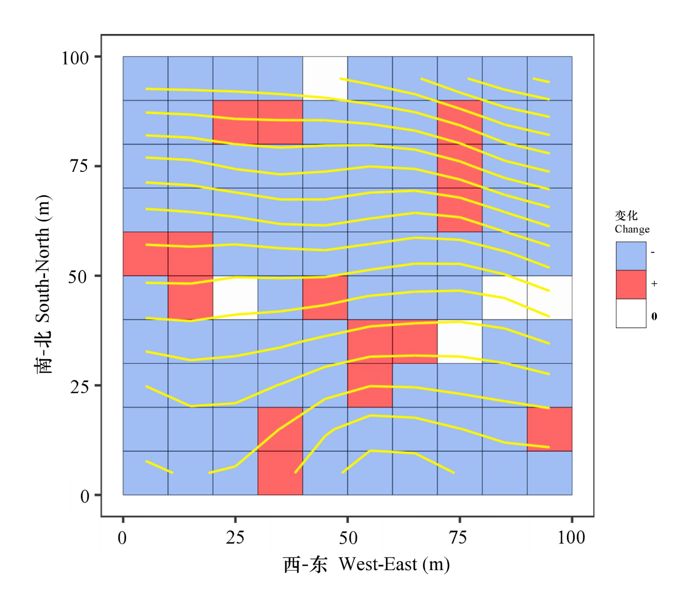
Note: the green line represents the balance between species loss and gain from 2012 to 2022. When the red line is below the green line, it indicates that species loss dominated the decade, and vice versa, indicating that species gain dominated.

图 6 1 hm² 东京桐林植物群落物种减少(*B*)-物种增加(*C*)图

Fig. 6 Species loss(*B*) - species loss and gain(*C*) plot of the 1 hm² *Deutzianthus tonkinensis* community

3.4 时间 β 多样性的空间变化

图 7 显示，东京桐群落 *TBI* 指数在空间分布上大部分呈现出减少的趋势。有 15 个样方的 *TBI* 指数增加，这些样方在空间上呈随机分布，另有 5 个样方的 *TBI* 指数保持稳定。



图中+代表 *TBI* 指数增加，-代表 *TBI* 指数减少，0 代表 *TBI* 指数保持不变，黄色密度线代表样地等高线。

In the figure, + represents an increase in temporal beta diversity indices (*TBI*) index, - represents a decrease in TBI index, and 0 represents no change in *TBI* index. The yellow density lines represent the contour lines of the plot.

图 7 1 hm^2 东京桐群落样地 *TBI* 指数的空间变化

Fig. 7 Spatial variation of temporal beta diversity indices (*TBI*) within the 1 hm^2 *Deutzianthus tonkinensis* community

地形因子中，平均海拔、凹凸度、坡度与坡向对 *TBI* 指数变化的影响均不显著(*P*＞0.05)（表 1）。进一步分析地形对物种减少(*B*)和物种增加(*C*)的影响，其中平均海拔对物种减少(*B*)具有显著影响(*P*＜0.05)，但对物种增加(*C*) 的影响不显著 (*P*＞0.05)，凹凸度、坡向与坡度对物种减少(*B*)和物种增加(*C*)均无显著影响(*P*＞0.05)（表 2，表 3）。

表 1 地形对 *TBI* 变化影响的模型系数

Table 1 Model coefficients for the effects of topography on changes in temporal beta diversity indices

模型系数 Coefficients	系数估计 Estimate	标准误差 Standard Error	Z 值 z value	*P* 值 *P* value
平均海拔 Mean elevation	0.006 6	0.036 9	0.179	0.858
凹凸度 Convex	0.212 6	0.264 0	0.805	0.421
坡度 Slope	-0.005 8	0.058 7	0.099	0.921
坡向 Aspect	2.368 9	6.693 8	0.354	0.723

表 2 地形对物种减少(*B*)变化的模型系数

Table 2 Model coefficients for changes in topography on species loss (*B*)

模型系数 Coefficients	系数估计 Estimate	标准误差 Standard Error	*t* 值 *t* value	*P* 值 *P* value
平均海拔 Mean elevation	0.002 3	0.001 0	2.221	0.028 *
凹凸度 Convex	0.006 3	0.006 8	0.936	0.351
坡度 Slope	-0.000 9	0.001 6	-0.547	0.585
坡向 Aspect	0.018 6	0.179 6	0.104	0.917

注：*表示 *P*＜0.05。

Note: * represents *P* < 0.05.

表 3 地形对物种增加(*C*)变化的模型系数

Table 3 Model coefficients for changes in topography on species gain (*C*)

模型系数 Coefficients	系数估计 Estimate	标准误差 Standard Error	*t* 值 *t* value	*P* 值 *P* value
平均海拔 Mean elevation	0.000 4	0.000 5	0.775	0.440
凹凸度 Convex	0.002 3	0.003 4	0.668	0.505
坡度 Slope	-0.000 2	0.000 8	-0.288	0.773
坡向 Aspect	0.112 4	0.089 8	1.252	0.213

4 讨论

4.1 群落物种组成的时间变化

物种组成的分析结果显示，东京桐群落的物种组成在中短期内会保持相对稳定。但物种多度变化的分析结果发现，大部分物种多度均明显下降，说明东京桐群落物种组成在保持总体稳定的同时，其群落内部也存在明显的波动。群落顶极演替理论认为，演替后期的群落会保持相对稳定，但其并非一种静止状态，由于物种间竞争有限的光照、水分、养分等资源，导致部分物种消失，因而在群落内部仍会发生物种的更替和变化(Odum, 1969；Poorter et al., 2024)。东京桐群落是喀斯特季节性雨林演替中后期的类型，我们发现，其群落物种组成和物种多度的时序动态变化符合群落顶极演替理论的预测。

影响森林物种组成动态的最重要因素之一是树木死亡率(Lewis et al., 2004)。本研究表明，东京桐群落整体的死亡率较高，尤其是胸径较小的个体死亡率较高，且大多数物种的死亡率大于补员率。这与张毅峰等(2021)对天目山常绿阔叶林、张昭臣等(2013)对长白山落叶林及 Wei 等(2024)对季风常绿阔叶林的研究结果一致。同时物种多度与死亡率之间并没有显著的关系，因此东京桐群落物种数量变化可能由其它因素造成。由于特殊的地质背景条件，喀斯特区易发生地质性干旱(吴小飘等，2023)，而干旱会导致森林中大量树木的死亡。气象观测数据表明，在 2013 年、2014 年、2020 年和 2021 年研究区均发生了较严重的干旱，干旱可能会导致东京桐群落树木尤其是小径级树木的大量死亡。此外干扰也是自然林物种数量变化的主要原因，之前的研究也显示，弄岗喀斯特季节性雨林存在大量林隙干扰，林隙干扰改变了林内小气候环境，从而导致下层非阳性树木死亡(向悟生等，2019)。综上，喀斯特地质性干旱与林隙等自然干扰可能是东京桐群落物种组成波动的主要影响因素。

4.2 群落α多样性的时间变化

α多样性分析结果显示，东京桐群落的α多样性随演替的进行出现了较明显的下降。这一结果与之前该区基于空间代替时间的研究一致，即喀斯特季节性雨林演替后期的多样性要小于前期(区智等，2003)。李其斌等(2022)对长白山针阔混交林的研究也发现，随着演替的进行，森林群落α多样性显著下降；但 Wei 等(2024)对季风常绿阔叶林的研究却显示α多样性随时间的变化不明显；而 Zhou 等人(2021)对八大公山常绿阔叶林的研究发现，α多样性在研究 5 年期间呈现增加的趋势。以上研究的对象均为保护区保护较好的森林，而且为演替中后期的类型，这些对比分析的结果表明，即使森林在受到较好保护的情况下，演替中后期的不同类型森林α多样性的时序动态也是不一致的。东京桐群落α多样性变化究竟是受极端干旱等气候干扰，或者是受群落内部自然扰动的驱动仍需开展深入长期的监测研究才能明确。

东京桐群落α多样性动态的研究结果表明稀有种与偶见种在群落中的丧失明显驱动了α多样性的变化，并且在退出群落的物种中，稀有种占比更大，说明稀有种与偶见种在维持

群落生物多样性中具有重要的作用。以往的研究发现，优势种因个体数量较多，对环境因子波动和干扰具有更强的抵抗力，通常更容易保持稳定，而稀有种与偶见种因数量少，在群落中更容易发生局部灭绝(Ceballos et al., 2021)。本文研究结果表明，群落中的优势种（多为成熟乔木）其胸径值逐年增加（附表 1)，这些优势种在光照、土壤养分等关键资源的竞争中占据明显优势，相比之下，灌木和小乔木幼苗由于竞争力相对较弱，难以在资源有限的条件下持续生长，因此更容易受到排斥(郭屹立等，2015)，最终导致局部灭绝现象的发生。东京桐群落中大部分退出群落的物种胸径相对较小，表明它们是小径级个体或尚未达到成熟阶段，如黄麻叶扁担杆(*Grewia henryi*)、艾胶算盘子(*Glochidion lanceolarium*)等，通常对环境变化的敏感度较高，且竞争力较弱，因此更容易受到干扰以及外界环境变化而消失，这与 Guo 等(2021)对弄岗保护区内树木死亡率的驱动因素研究结果相一致；此外很多退出群落的树种为阳性树种，如八角枫(*Alangium chinense*)、毛桐(*Mallotus barbatus*)、山乌桕(*Triadica cochinchinensis*)等，这些物种通常适应在林冠开阔或林缘地带的强光环境中生长，随着群落演替的进展，群落郁闭度增加，群落光照等环境资源条件与这些物种的需求不匹配，使得它们面临更大的生存压力(肖翠等，2015)，最终导致物种在局域生境中消失。以上研究结果提示我们，在保护东京桐群落的多样性时，需要注重对稀有种、偶见种的保护，尤其是林下小径级的稀有种。除了东京桐群落外，热带喀斯特季节性雨林还保存了其它众多珍稀群落类型，如蚬木群落、海南椴群落、五桠果叶木姜子（*Litsea dilleniifolia*）群落、海南风吹楠（*Horsfieldia kingii*）群落、望天树（*Parashorea chinensis*）群落等(苏宗明等，2014)，未来可通过对比研究明确东京桐等珍稀群落类型的多样性动态及维持机制，以便更好地保护喀斯特季节性雨林独特而珍贵的物种多样性。

4.3 β多样性的时空变化

东京桐群落β多样性的空间组分 *LCBD* 的分析结果显示，不同部位对群落β多样性的贡献是不一致的，而且这种对群落β多样性有独特贡献的部位会随时间的变化而变化。Legendre 等(2019)对巴拿马 BCI 样地的研究结果表明，群落中不同生境对群落β多样性的贡献存在不一致性，而且这种不一致性会随时间而改变。本研究进一步确认了不同生境对群落β多样性贡献的不一致性和时间变化性。研究结果也提示我们，在森林群落物种多样性保护实践中，对不同群落生境应采取不同的保护策略，应加强对群落β多样性有独特贡献部位的保护，而且应根据监测结果适时调整对群落不同部位或生境的保护。

东京桐群落 *TBI* 变化的研究结果显示，时间β多样性的变化与地形没有显著的关系，表明 *TBI* 变化在空间上具有一定的随机性。从样方物种减少和物种增加的分析结果来看，样方物种减少是 *TBI* 变化的重要驱动力；广义线性模型的拟合结果显示，样方物种减少与平均海拔存在显著的关系，海拔越高的样方物种减少越大。以往研究表明，喀斯特季节性雨林中平均海拔越高，受太阳直射的时间较长，且土层浅薄、岩石裸露度高，更容易发生地质性干旱(黄甫昭等，2016)，导致该区域物种减少越多。地形因子作为一种间接因子，可能也会驱动土壤的理化性质变化，从而对群落的结构和多样性产生重要影响(Li et al., 2024)，因此，土壤水分、养分含量等因素都可能成为影响东京桐群落物种减少的重要因素，但土壤因子如何驱动东京桐群落的多样性动态仍需开展深入研究。除了非生物因子外，邻体竞争等生物因子可能也会对物种的存活和生长产生显著影响(Ke et al., 2015)。之前对喀斯特季节性雨林其他植被类型的研究发现，邻体密度可以增加树种的存活(Guo et al., 2021)，表现出显著的邻体促进作用。在东京桐群落高海拔区域，植物个体的密度相对较低，因而会导致同种或异种的邻体促进作用更小，从而降低树木个体的存活率。综上，在东京桐群落的具体保护实践中，应加强对群落内高海拔且坡度较大部位的保护。

5 结论

在 2012—2022 年间，位于弄岗国家级自然保护区 1 hm^2 样地内东京桐群落优势种明显，虽然物种组成总体保持稳定，但群落内部也存在明显的波动；群落α多样性随演替进行出现了明显的下降，稀有种和偶见种的局部灭绝是群落α多样性变化的重要驱动力，说明稀有种和偶见种对维持群落生物多样性的重要意义；东京桐群落的β多样性分析揭示了森林群落中不同区域在不同时间中对群落β多样性的贡献差异变化；时间β多样性的变化与地形无显著关系，但样方的物种减少与平均海拔存在显著正相关。地质性干旱及林隙等自然干扰可能是东京桐群落物种多样性变化的重要驱动因素。

参考文献

ANDERSON MJ, CRIST TO, CHASE JM, et al., 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist[J]. Ecology Letters, 14(1): 19-28.

CEBALLOS SJ, BLUNDO C, MALIZIA A, et al., 2021. Dynamics of tree mortality in subtropical montane forests of Northwestern Argentina[J]. Forest Ecology and Management, 497(5): 119528.

CHEN YQ, GUO JJ, CAI GJ, et al., 2024. Evolution characteristics of submerged plant community diversity in the middle and lower reaches of the Yangtze River in the past seventy years (1954–2021)[J]. Biodiversity Science, 32(3): 1-16. [陈瑶琪，郭晶晶，蔡国俊，等，2024. 近七十年(1954–2021)来长江中下游湖泊沉水植物群落多样性演变特征[J]. 生物多样性，32(3)：1-16.]

CONDIT R, 1998. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots[M]. Berlin: Springer: Springer Science & Business Media: 3-7.

CURTIS JT, MCINTOSH RP, 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin[J]. Ecology, 32(3): 476-496.

DENG CJ, YUAN F, BU TD, et al., 2022. Influence of soil fauna on litter decomposition in central Guizhou karst forest[J]. Forest Research, 35(3): 72-81. [邓承佳，袁访，卜通达，等，2022. 土壤动物对黔中地区喀斯特森林凋落物分解的影响[J]. 林业科学研究，35(3)：72-81.]

FONTOURA L, D AGATA S, GAMOYO M, et al., 2022. Protecting connectivity promotes successful biodiversity and fisheries conservation[J]. Science, 375(6578): 336-340.

GADELHA ES, BÁRBARA D, COLARES LF, et al., 2023. Temporal patterns of alpha and beta diversities of microzooplankton in a eutrophic tidal river in the eastern Amazon[J]. Limnology, 24(3): 193-204.

GUO Y, CHEN HYH, WANG B, et al., 2021. Conspecific and heterospecific crowding facilitate tree survival in a tropical karst seasonal rainforest[J]. Forest Ecology and Management, 481(3): 118751.

GUO YL, WANG B, XIANG WS, et al., 2015. Density-dependent effects of tree species in a 15 ha seasonal rain forest plot in northern tropical karst in Nonggang, Guangxi, southern China[J]. Chinese Science Bulletin, 60(17): 1602-1611. [郭屹立，王斌，向悟生，等，2015. 弄岗喀斯特季节性雨林15ha样地密度制约效应分析[J]. 科学通报，60(17)：1602-1611.]

HE LJ, 2012. Population distribution patterns and interspecific spatial associations in tropical karst seasonal rainforests at Guangxi Nonggang Nature Reserve[D]. Guilin: Guangxi Normal Universiy: 9. [何兰军，2012. 广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林种群空间格局研究[D]. 桂林：广西师范大学：9.]

HUANG FZ, DING T, LI XK, et al., 2016. Species diversity for various associations along an altitudinal gradient in the karst seasonal rainforest in Nonggang[J]. Acta Ecological Sinica, 36(14): 4509-4517. [黄甫昭，丁涛，李先琨，等，2016. 弄岗喀斯特季节性雨林不同群丛物种多样性随海拔的变化[J]. 生态学报，36(14)：4509-4517.]

HUBBELL, PS, 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation[J]. Conservation biology: the science of scarcity and diversity, 0(0): 205-231.

KE PJ, MIKI T, 2015. Incorporating the soil environment and microbial community into plant competition theory[J]. Frontiers in Microbiology, 6(1664-302X): 1066.

LEGENDRE P, 2019. A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space-time surveys[J]. Ecology and Evolution, 9(6): 3500-3514.

LEGENDRE P, BORCARD D, PERES-NETO PR, 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data[J]. Ecological Monographs, 75(4): 435-450.

LEGENDRE P, CONDIT R, 2019. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama[J]. Forest Ecosystems, 6(1): 76-88.

LEGENDRE P, De CÁCERES M, 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning[J]. Ecology Letters, 16(8): 951-963.

LEWIS SL, PHILLIPS OL, SHEIL D, et al., 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary[J]. Journal of Ecology, 92(6): 929-944.

LI J, LU F, LI D, et al., 2024. Abundance and species richness of lianas in a karst seasonal rainforest: the influence of abiotic and biotic factors[J]. Forests, 15(6): 1011.

LI J, YANG J, SUN X, et al., 2021. Temporal and spatial succession law of abor diversity in Xiaoxing'an Mountains[J]. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 687(1): 12046.

LI J, LI XY, CAO J, et al., 2020. Community structure and dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Changbai Mountains[J]. Acta Ecological Sinica, 40(4): 1195-1206. [李建，李晓宇，曹静，等，2020. 长白山次生针阔混交林群落结构特征及群落动态[J]. 生态学报，40(4)：1195-1206.]

LI QB, ZHANG CY, ZHAO XH, 2022. Species diversity and influencing factors of coniferous and broad-leaved mixed forest communities in different successional stages of Changbai Mountain[J]. Acta Ecological Sinica, 42(17): 7147-7155. [李其斌，张春雨，赵秀海，2022. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多样性及其影响因子[J]. 生态学报，42(17)：7147-7155.]

LI XK, HE CX, JIANG ZC, 2003. Method and principles of ecological rehabilitation and reconstruction in fragile karst ecosystem[J]. Carsologica Sinica, 22(1): 12-17. [李先琨，何成新，蒋忠诚，2003. 岩溶脆弱生态区生态恢复、重建的原理与方法[J]. 中国岩溶，22(1)：12-17.]

LI XK, SU ZM, LU SH, et al., 2003. The spatial pattern of natural vegetation in the karst regions of Guangxi and the ecological signality for ecosystem rehabilitation and reconstruction[J]. Journal of Mountain Science, 21(2): 129-139. [李先琨，苏宗明，吕仕洪，等，2003. 广西岩溶植被自然分布规律及对岩溶生态恢复重建的意义[J]. 山地学报，21(2)：129-139.]

LUO MF, YANG M, MA KP, 2023. Core targets of Kunming-Montreal Global Framework and recommendations for conservation action in China[J]. Guihaia, 43(8): 1350-1355. [罗茂芳，杨明，马克平，2023. 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》核心目标与我国的保护行动建议[J]. 广西植物，43(8)：1350-1355.]

MA KP, 2023. Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework: An important global agenda for biodiversity conservation[J]. Biodiversity Science, 31(4): 5-6. [马克平，2023. 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》是重要的全球生物多样性保护议程[J]. 生物多样性，31(4)：5-6.]

MA KP, HUANG JH, YU SL, et al., 1994. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China: Ⅱ. Species richness, Evenness and Species divesities[J]. Acta Ecological Sinica, 15(3): 268-277. [马克平，黄建辉，于顺利，等，1994. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究Ⅱ丰富度、均匀度和物种多样性指数[J]. 生态学报，15(3)：268-277.]

MA KP, LIU YM, 1994. Measurement of biotic community diversity Ⅰ α diversity (Part 2)[J]. Biodiversity Science, 2(4): 231-239. [马克平，刘玉明，1994. 生物群落多样性的测度方法Ⅰ α多样性的测度方法（下）[J]. 生物多样性，2(4)：231-239.]

MA RX, GUO YL, LI DX, et al., 2023. Spatial distribution pattern and mechanism of sapling regeneration in karst seasonal rainforest in southwestern Guangxi[J]. Biodiversity Science, 31(2): 17-26. [马瑞霞，郭屹立，李冬兴，等，2023. 桂西南喀斯特季节性雨林幼树更新的空间分布格局及机制[J]. 生物多样性，31(2)：17-26.]

NAKADAI R, 2020. Degrees of compositional shift in tree communities vary along a gradient of temperature change rates over one decade: Application of an individual‐based temporal beta‐diversity concept[J]. Ecology and Evolution, 10(24): 13613-13623.

ODUM EP, 1969. The strategy of ecosystem development: an understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature.[J]. Science, 164(3877): 262-270.

OU Z, LI XK, LU SH, et al., 2003. Species diversity in the process of succession of karst vegetaion in Southwest Guangxi[J]. Guangxi Sciences, 10(1): 63-67. [区智，李先琨，吕仕洪，等，2003. 桂西南岩溶植被演替过程中的植物多样性[J]. 广西科学，10(1)：63-67.]

PAVEL S, LUKAS C, DAVID H, et al., 2022. Changes in β‐diversity of saproxylic beetles along environmental gradients in temperate forests depend on species relative abundances[J]. Journal of Biogeography, 49(3): 551-562.

POORTER L, van Der SANDE MT, AMISSAH L, et al., 2024. A comprehensive framework for vegetation succession[J]. Ecosphere, 15(4): e4794.

ROBERTS DW, COOPER SV, 1989. Concepts and techniques of vegetation mapping[J]. Land classifications based on vegetation: applications for resource management, 257(1): 90-96.

SHEN Y, SANTIAGO LS, MA L, et al., 2013. Forest dynamics of a subtropical monsoon forest in Dinghushan, China: recruitment, mortality and the pace of community change[J]. Journal of Tropical Ecology, 29(2): 131-145.

SU ZM, LI XK, DING T, et al., 2014. The vegetation of Guangxi (Vo.1)[M]. Beijing: China Forestry Publishing House:71.[苏宗明，李先琨，丁涛，等，2014. 广西植被（第1卷）[M]. 北京：中国林业出版社：71.]

WANG B, HUANG YS, LI XK, et al., 2014. Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China[J]. Biodiversity Science, 22(2): 141. [王斌，黄俞淞，李先琨，等，2014. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林15ha监测样地的树种组成与空间分布[J]. 生物多样性，22(2)：

141.]
WEI SG, LI L, BAI KD, et al., 2024. Community structure and species diversity dynamics of a subtropical evergreen broad-leaved forest in China: 2005 to 2020[J]. Plant Diversity, 46(1): 70-77.
WHITTAKER RH, 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California[J]. Ecological Monographs, 30(3): 279-338.
WHITTAKER RH, 1972. Evolution and measurement of species diversity[J]. Taxon, 21(2-3): 213-251.
WRIGHT JL, BOMFIM B, WONG CI, et al., 2021. Sixteen hundred years of increasing tree cover prior to modern deforestation in Southern Amazon and Central Brazilian savannas[J]. Global Change Biology, 27(1): 136-150.
WU XP, ZHOU ZF, ZHU M, et al., 2023. Spatiotemporal characteristics of drought in different geomorphic types in typical karst cluster areas[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 30(1): 336-347. [吴小飘，周忠发，朱孟，等，2023. 典型喀斯特聚集区不同地貌类型干旱时空特征[J]. 水土保持研究，30(1)：336-347.]
XIANG WS, LI DX, WANG B, et al., 2019. Characteristics and spatial distribution of forest gap in a northern tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, South China[J]. Guihaia, 39(1): 87-97. [向悟生，李冬兴，王斌，等，2019. 广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林林隙特征与空间分布[J]. 广西植物，39(1)：87-97.]
XIAO C, LIU S, HUANG Z, et al., 2015. Effects of biotic and abiotic factors on tree seedling survival in a broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest on Changbai Mountain[J]. Acta Ecological Sinica, 35(19): 9. [肖翠，刘帅，黄珍，等，2015. 长白山阔叶红松林中影响乔木幼苗存活的关键因素[J]. 生态学报，35(19)：9.]
ZHANG F, DU H, CENG FP, et al., 2019. Regeneration dynamics of primary forest in the karst peak-cluster depression[J]. Acta Ecological Sinica, 39(22): 8516-8525. [张芳，杜虎，曾馥平，等，2019. 喀斯特峰丛洼地原生林群落更新动态[J]. 生态学报，39(22)：8516-8525.]
ZHANG LR, LUO M, ZHU ZX, et al., 2023. Implementation path of biodiversity mainstreaming in China under the guidance of Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework[J]. Guihaia, 43(8): 1356-1365. [张丽荣，罗明，朱振肖，等，2023.《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》指引下中国生物多样性主流化实施路径探析[J]. 广西植物，43(8)：1356-1365.]
ZHANG YF, TANG MP, 2021. Analysis on spatial structure dynamic characteristics of evergreen broad-leaved forest in Tianmu Mountain[J]. Acta Ecological Sinica, 41(5): 1959-1969. [张毅锋，汤孟平，2021. 天目山常绿阔叶林空间结构动态变化特征[J]. 生态学报，41(5)：1959-1969.]
ZHANG ZC, HAO ZQ, YE J, et al., 2013. Short-term death dynamics of trees in natural secondary poplar-birch forest in Changbai Mountains of Northeast China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 24(2): 303-310. [张昭臣，郝占庆，叶吉，等，2013. 长白山次生杨桦林树木短期死亡动态[J]. 应用生态学报，24(2)：303-310.]
ZHOU T, ZHANG J, QIN Y, et al., 2021. The effects of biotic and abiotic factors on the community dynamics in a mountain subtropical forest[J]. Forests, 12(4): 427.

附表 1 1 hm² 东京桐群落样地内优势树种重要值、胸高断面积变化

Table S1 Changes in importance value and basal area at breast height of dominant tree species within the 1 hm² *Deutzianthus tonkinensis* community plot

物种 Species	重要值 Importance value				胸高断面积 Basal area($m^2.hm^{-2}$)			
	2012 年	2017 年	2022 年	变化率 (%)	2012 年	2017 年	2022 年	变化率 (%)
东京桐 *Deutzianthus tonkinensis*	14.47	13.56	14.76	0.20	19.01	20.32	22.27	1.71
南方紫金牛 *Ardisia thyrsiflora*	12.19	12.98	13.98	1.47	3.57	3.88	4.14	1.60
苹婆 *Sterculia monosperma*	4.41	4.35	4.49	0.18	3.17	3.45	3.69	1.64
垂茉莉 *Clerodendrum wallichii*	4.15	4.11	4.27	0.29	1.64	1.85	2.02	2.32
日本五月茶 *Antidesma japonicum*	4.06	4.02	4.10	0.10	3.11	3.17	3.85	2.38
广西澄广花 *Orophea polycarpa*	3.41	3.54	4.21	2.35	2.02	2.24	2.47	2.23
假玉桂 *Celtis timorensis*	2.75	2.83	2.97	0.80	3.14	3.54	4.14	3.18
棋子豆 *Archidendron robinsonii*	2.74	2.82	2.86	0.44	4.97	5.54	6.17	2.41
米扬噎 *Streblus tonkinensis*	2.57	2.69	3.14	2.22	2.37	2.80	3.05	2.87
细子龙 *Amesiodendron chinense*	2.43	3.78	3.66	5.06	7.79	9.72	12.46	5.99
人面子 *Dracontomelon duperreanum*	2.30	2.67	2.84	2.35	24.44	37.10	32.28	3.21
毛黄椿木姜子 *Litsea variabilis var. oblonga*	2.14	2.27	2.52	1.78	2.26	2.68	2.85	2.61
广西牡荆 *Vitex kwangsiensis*	1.99	2.06	2.23	1.21	5.12	6.48	7.33	4.32
山石榴 *Catunaregam spinosa*	1.89	1.87	1.69	-1.06	3.25	3.45	3.58	1.02
对叶榕 *Ficus hispida*	1.81	1.85	1.86	0.28	3.09	3.27	3.57	1.55
秋枫 *Bischofia javanica*	1.80	1.69	1.50	-1.67	7.13	6.70	8.13	1.40
枝花李榄 *Chionanthus ramiflorus*	1.71	1.31	0.89	-4.80	2.04	2.21	2.48	2.16
藤春 *Alphonsea monogyna*	1.65	1.78	1.87	1.33	2.30	2.45	2.77	2.04
蚬木 *Excentrodendron tonkinense*	1.40	1.45	1.30	-0.71	4.70	4.76	6.22	3.23
弯管花 *Chassalia curviflora*	1.37	1.33	1.35	-0.15	1.43	1.62	1.72	2.03

附表 2 1 hm² 东京桐群落样地内重要值排名前 20 的树种物种多度变化

Table S2 Changes in species abundance of the top 20 dominant tree species ranked by importance value within the 1 hm² *Deutzianthus tonkinensis* community plot

物种 Species	T1	T2	T3	T3-T1	死亡率 Mortality rate (%)	补员率 Recruitment rate (%)
垂茉莉 *Clerodendrum wallichii*	417	356	341	-76 (*)	5.55	3.48
苹婆 *Sterculia monosperma*	353	318	299	-54(*)	3.40	1.71
日本五月茶 *Antidesma japonicum*	267	239	221	-46(*)	2.34	0.46
东京桐 *Deutzianthus tonkinensis*	231	213	202	-29(*)	1.58	0.25
枝花李榄 *Chionanthus ramiflorus*	181	115	56	-125(*)	14.20	2.41
假玉桂 *Celtis timorensis*	180	164	139	-41(*)	3.78	1.21
山石榴 *Catunaregam spinosa*	159	137	103	-56(*)	5.32	1.01
棋子豆 *Archidendron robinsonii*	133	121	113	-20(*)	3.76	1.97
广西牡荆 *Vitex kwangsiensis*	102	88	83	-19(*)	2.65	0.61
弯管花 *Chassalia curviflora*	99	87	82	-17(*)	3.47	1.70
蚬木 *Excentrodendron tonkinense*	81	72	58	-23(*)	3.99	0.70
细子龙 *Amesiodendron chinense*	57	54	40	-17(*)	4.23	0.76
秋枫 *Bischofia javanica*	52	48	33	-19(*)	9.75	5.01
人面子 *Dracontomelon duperreanum*	13	13	12	-1(/)	0.74	0.00
毛黄椿木姜子 *Litsea variabilis var. oblonga*	151	145	150	-1(/)	2.70	2.57
藤春 *Alphonsea monogyna*	137	138	134	-3(/)	0.83	0.61
南方紫金牛 *Ardisia thyrsiflora*	1293	1288	1267	-26(/)	1.18	0.98
对叶榕 *Ficus hispida*	138	126	110	-28(/)	10.63	8.29
广西澄广花 *Orophea polycarpa*	383	371	407	24(/)	1.37	2.00
米扬噎 *Streblus tonkinensis*	336	316	339	3(/)	2.40	2.46

注： 以上表中， T1 表示 2012 年物种个体数量，T2 表示 2017 年物种个体数量，T3 代表 2022 年物种个体数量；*表示 P＜0.05，/表示 P＞0.05。

Note: In the above table, T1 represents the number of individual species in 2012, while T2 stands for the number of individual species in 2017, and T3 represents the number of individual species in 2022. * indicates P＜0.05, and / indicates P＞0.05.